rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Untersuchungen über die Kurzwurzeln von Sempervivum und die daselbst auftretende endotrophe Mykorrhiza

von

Franz Zach.

(Mit 3 Tafeln und 4 Textfiguren).

(Vorgelegt in der Sitzung am 4. Februar 1909.)

In einer im Frühjahr 1906 beendeten, handschriftlich vorliegenden Arbeit »Untersuchungen über die Kurzwurzelbüschel von Sempervivum und anderer Crassulaceen« berichtet Fritz Altmann von fremden Einschlüssen in den Zellen der *Sempervivum*-Wurzeln, die er aber, indem er sie als den Endophyten selbst deutete, in ihrer wahren Natur verkannte.

Nach dem plötzlichen Tode des Verfassers nahm ich über Anregung des Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein im Winter 1908 die Untersuchung von neuem auf, zu dem Zwecke, die Frage über den angeblichen Endophyten womöglich einer Klärung zuzuführen. Nach Abschluß der diesbezüglichen Arbeiten kam mir dann das unveröffentlicht gebliebene Manuskript Altmann's in die Hände. In demselben fand ich die Morphologie und Anatomie der Kurzwurzel so eingehend durchgeführt, daß ich die darin gegebene Darstellung nach kurzer eigener Nachuntersuchung vollinhaltlich bringen kann.

Die nachfolgende Arbeit zerfällt demnach in zwei Teile: Der erste Teil beschäftigt sich mit der Morphologie und Anatomie der Kurzwurzel, so wie ich sie im Manuskript Altmann's ausgeführt fand, und zwar womöglich unter wörtlicher Benützung desselben; der zweite Teil bringt dann die Resultate der eigenen Untersuchungen über den in den Wurzelzellen

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

lebenden Endophyten. Von den zahlreichen Abbildungen Altmann's wurden die geeignet erscheinenden ebenfalls verwendet und besonders gekennzeichnet.

I. Morphologie und Anatomie der Kurzwurzel.

Den Ausgangspunkt für die Untersuchungen Altmann's bildeten zunächst die Wurzeln von *Sempervivum*-Arten, auf

Fig. 1.

deren eigentümliches Aussehen zuerst Prof. v. Wettstein aufmerksam gemacht hatte.

An den von der Erde befreiten und in den meisten Fällen überaus reich, oft geradezu büschelförmig verzweigten Wurzeln einer *Sempervivum*-Pflanze fällt schon dem freien Auge eine große Anzahl winziger brauner Knötchen auf, die den Wurzeln in scheinbar regelloser Verteilung aufsitzen. Fig. 1 zeigt einen derartigen Wurzelabschnitt von *S. ciliosum*. Unter dem Mikroskop löst sich aber das Knötchen bald in ein Büschel sparrig abstehender, walzlicher oder eiförmiger Auswüchse auf, die oft

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

bis zu achten oder noch mehreren eng aneinander gedrängt, einen kugeligen oder etwas gestreckten Schopf bilden. Aber nur ein Teil dieser Auswüchse ist lebend. Die übrigen sind abgestorben und bedecken mit ihren Resten die noch lebenden Äste. An den älteren Wurzelteilen sind sie alle zugrunde gegangen und meist schon gänzlich abgestoßen oder sie sitzen noch in Form von schwarzen, struppigen Fragmenten auf den Wurzeln auf, ein Verhalten, das wohl Koch[1] im Auge haben mag, wenn er von jährlich absterbenden zarten Nebenwurzeln spricht.

Die Nebenwurzeln und Wurzelenden zeigen im allgemeinen ein doppeltes Verhalten. Die einen, durch den Besitz einer Wurzelhaube und einer normalen Haarzone als normale Endwurzeln gekennzeichnet, besitzen ein rasches Wachstum, lassen aber manchmal Kurzwurzelbüschel vermissen. Sie zeigen dann nur in regelmäßiger Anordnung die Anlagen zu neuen Nebenwurzeln. Die meisten anderen weichen aber davon ab. Während ihnen des öfteren eine normale Wurzelhaube fehlt, dies offenbar im Zusammenhang mit ihrem trägen Wachstum, bilden sie nicht selten an der Spitze und oft sogar auf ihrem Scheitel Wurzelhaare aus. An diesen Wurzelästen wird man niemals vergebens nach einem Kurzwurzelbüschel suchen.

Manchmal nimmt ein solches die Spitze einer Wurzel ein. Die Weiterentwicklung derselben geht dann auf einen zwischen den Auswüchsen entspringenden Nebenast über. Dadurch, meist aber auch infolge mächtiger Entwicklung des Kurzwurzelbüschels wird die Wurzel von ihrer geraden Wachstumsrichtung abgelenkt und nimmt, da die Büschel gewöhnlich abwechselnd rechts und links entspringen, eine zickzackförmige Gestalt an.

Des öfteren kann auch die Ursprungsstelle einer Nebenwurzel, welche kaum aus dem Mutterboden hervorgebrochen ist, ein Büschel entwickeln. Die Nebenwurzel verkümmert dann in den meisten Fällen, stellt ihr Weiterwachstum ein

---

[1] Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen. Heidelberg 1879.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

unter gleichzeitigem Verlust der Wurzelhaube und des Spitzenmeristems und erscheint so als kurzer Träger des Büschels. Ihr Ende ist dann kaum von dem eines Auswuchses zu unterscheiden. Geht aber hiebei die Nebenwurzel nicht zugrunde, so bleibt das Büschel an ihrem Halse sitzen und erscheint so mehr oder weniger achselständig.

So ganz regellos, wie es also anfangs den Anschein hat, sind die Wurzelbüschel doch nicht angeordnet; sie sitzen vielmehr regelmäßig an den Verzweigungsstellen der Wurzel und man wird Mühe haben, solche Ansatzstellen der Nebenwurzeln frei von Büscheln zu finden. Deutet so schon diese bestimmte Lagebeziehung der Büschel zur Wurzel, derzufolge Büschel und Nebenwurzeln eine ähnliche Verteilung zeigen wie die Kurz- und Langtriebe mancher Sprosse, darauf hin, daß diese Auswüchse metamorphosierte Wurzeln sind, so geht die Richtigkeit dieser Deutung bestimmt hervor aus der entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Betrachtung dieser Gebilde. Sie sollen als »Kurzwurzeln« bezeichnet werden.

In der Mitte der Mutterwurzel umgibt das Pericambium, außen begleitet von den in tangentialer Richtung verbreiterten Endodermiszellen als eine einfache parenchymatische Schichte das zentrale Gefäßbündel. An der Ursprungsstelle des Büschels erweist es sich meristematisch und aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt. Eine Endodermis fehlt hier. Es bildet so den Mutterboden, aus dem sich endogen alle an der Zusammensetzung des Büschels beteiligten Würzelchen der Reihe nach entwickeln (Fig. 2 bis 4). Zuerst bilden sich ein bis zwei Auswüchse, durch rasche Zellteilung wird der Weg durch das Muttergewebe gebahnt, das hiebei teilweise aufgelöst wird. Eine Wurzelhaube fehlt von allem Anfang an. Doch bald wird das Spitzenwachstum eingestellt und es stülpen sich zahlreiche Epiblemzellen an der ganzen Oberfläche des Würzelchens zu relativ großen Wurzelhaaren aus. An der Basis ist das Gewebe noch immer meristematisch geblieben und dürfte wohl noch dem Pericambium der Mutterwurzel zuzurechnen sein. Es wird zum Ausgangspunkt einer neuen Abzweigung, so daß innerhalb der ausgebildeten Kurzwurzel oft schon eine zweite und dritte neue wieder angelegt erscheint.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Ja diese können ihrerseits wieder tertiäre Anlagen abzugliedern beginnen, so daß das Gesamtbild etwas kompliziert wird (Fig. 2). Eine gesetzmäßige Orientierung der neu entstehenden Kurzwurzeln ist nicht zu beobachten. Sie machen so den Eindruck einer mit einem Hexenbesen zu vergleichenden Bildung.

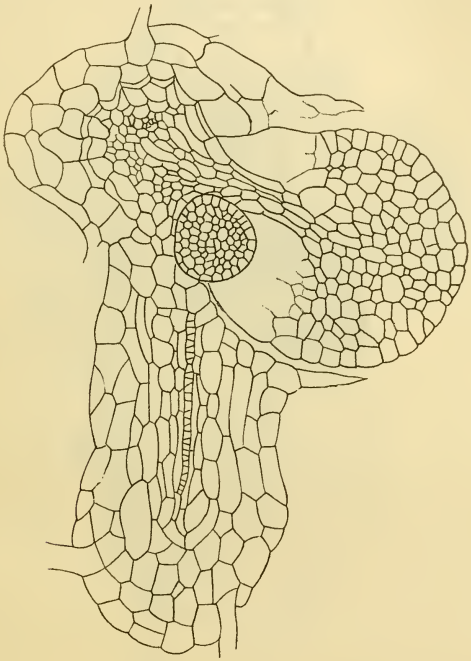


Fig. 2.

Was den anatomischen Bau der Kurzwurzel betrifft, so wurde schon gesagt, daß ihre ganze Oberfläche von Wurzelhaaren eingenommen wird, die sich durch ihre Größe von den anderen unterscheiden. Doch konnte ich an dem im Winter aus der Erde entnommenen Material von *S. tectorum* und *acuminatum* Haarbildungen nicht finden. Das Innengewebe ist wenig differenziert. Man könnte höchstens der Lage nach

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

dieses parenchymatische Gewebe scheiden in eine primäre Rinde, bestehend aus zwei oder drei an der Spitze meist um eine Lage vermehrten Zellschichten, eine Endodermis und etwa in ein Pericambium. Der Zentralzylinder ist entsprechend

Fig. 3.

schwach entwickelt und weist alle Merkmale einer Gefäßbündelendigung auf. Stereome fehlen, das Xylem wird durch einige wenige Tracheïden oder nur durch einige langgestreckte und unverdickte Zellen repräsentiert. In dem als Phloëm anzusprechenden Teile beobachtet man längere und kürzere zarte Zellen.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Die Wurzelnatur dieser Auswüchse steht also außer Zweifel. Kurz zusammengefaßt: es sind der Anlage nach schon haubenlose Nebenwurzeln mit begrenztem Wachstum und

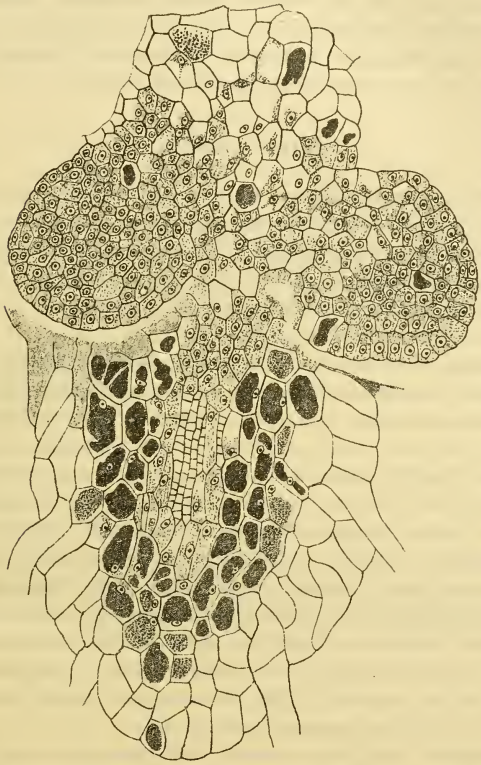


Fig. 4.

reicher, sich über die ganze Spitze erstreckender Wurzelhaarbildung, die in großer Anzahl und aufeinanderfolgend zu verschiedenen Zeiten an einer Stelle der Mutterwurzel und in der Folge auch aus ihresgleichen hervorgehen. Sie unterscheiden sich also nur graduell von den normalen Wurzeln, zu denen

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

die haubenlosen einen Übergang vorstellen. Man sieht ja an diesen letzteren auch öfter den bei den Kurzwurzeln fixierten Verlust des Spitzenwachstums als zeitliche Eigentümlichkeit auftreten. Bis auf die büschelförmige Anordnung zeigen sie eine lebhafte Ähnlichkeit mit den von Klein-Szabó[1] und später von Waage[2] studierten haubenlosen Wurzeln von *Aesculus Hippocastanum* und anderer *Sapindaceae*.

II. Der Symbiont.

Wie eingangs erwähnt, hat schon Altmann in den Zellen der *Sempervivum*-Wurzeln eigenartige Inhaltskörper beobachtet, die er als Endophyten selbst deutend, den Plasmodien zuzählen zu können glaubte. Wie ausgeführt werden soll, handelt es sich aber hiebei um einen Exkretkörper, während der Endophyt ein Fadenpilz ist.

Die folgenden Untersuchungen wurden an Wurzeln von *S. tectorum* L. und *acuminatum* Schott durchgeführt, zu denen ich das Material aus dem botanischen Garten der Wiener Universität erhielt. Nachdem die Wurzeln in Merkel's Flüssigkeit fixiert und in Paraffin eingebettet worden waren, wurden Mikrotomschnitte von 3 bis 5 μ Dicke angefertigt. Von Färbemitteln wurde neben Methylgrünessigsäure und Anilin-Safranin ausschließlich das Ziel'sche Carbolfuchsin angewendet, das mir schon bei den Untersuchungen über den Fadenpilz der Wurzelknöllchen von *Alnus* und *Elaeagnus* die besten Dienste geleistet hatte. Von Vergrößerungen wurde gebraucht, und zwar bei Anwendung des Auerbrenners Reichert: Hom. Imm. $^1/_{12}$, Apert. 1·35 und Ok. 2. Die Zeichnungen wurden mit dem Abbe'schen Zeichenapparate entworfen.

Studiert man eine normale Zelle, etwa eine solche in der Nähe der Kurzwurzelspitze, wo zwar nicht immer, aber doch in vielen Fällen noch keine Infektion zu beobachten ist, so fällt ein großer, rundlicher bis ovaler Kern mit körneliger Struktur

[1] J. Klein und Fr. Szabó, Zur Kenntnis der Wurzeln von *Aesculus Hippocastanum* L. Flora 1880.

[2] Waage, Über die haubenlosen Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Ber. der Deutschen bot. Ges., IX, 1891.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

und deutlichem Nucleolus auf, eingebettet in ebenfalls granuliertem und später stark vakuolisiertem Plasma. Am Kerne bleibt hier öfter die Färbung mit Carbolfuchsin aus oder tritt nur schwach im Vergleich zu dem sich stark tingierenden Plasma ein. Ebenso konnte auch Altmann in der Färbbarkeit einen Gegensatz zwischen Kern und Plasma beobachten.

Aber schon die nächste Umgebung kann infiziert sein. Man findet dann in den Zellen äußerst feine Hyphen verlaufen, deren Auffinden aber einigermaßen mit Schwierigkeiten verknüpft ist, da sie durch ihre Rotfärbung nur dann deutlich hervortreten, wenn sich das Zellplasma nicht zu stark tingiert hat. Taf. II, Fig. 1 zeigt eine derartige Zelle mit Hyphen; sie ist etwa aus dem vorderen Drittel einer Kurzwurzel entnommen. Offenbar hat hier erst kurz vorher die Infektion stattgefunden. Die Hyphen sind äußerst zart, 0·28 μ dick, mehrfach, wie es den Anschein hat, verzweigt und weisen einen geschlängelten und gewundenen Verlauf auf, der durch nichts, auch nicht durch den Kern beeinflußt erscheint. In einem weiter vorgeschrittenen Stadium bemerkt man, daß sich die Hyphen außerordentlich vermehrt haben und nun oft eng gedrängt das ganze Plasma durchsetzen (Taf. II, Fig. 2). Hierbei sind sie noch feiner geworden, so daß sie etwa eine Dicke von 0·19 μ nur mehr aufweisen (Taf. II, Fig. 2 und 3).

Während dieser ganzen Zeit läßt sich am Kerne keine Veränderung erkennen, weder eine auffallende Größenzunahme, noch, was merkwürdig erscheint, eine sonst in ähnlichen Fällen bei Mehrinanspruchnahme in der Regel auftretende Lappung.

Und auch späterhin kann man nichts von derartigem an ihm wahrnehmen. Dagegen vergrößern sich oft in auffallender Weise die pilzführenden Zellen, manchmal bis auf das zehnfache ihrer ursprünglichen Größe. In jungen Kurzwurzeln sowie in deren Anlagen finden sich die infizierten Zellen so ziemlich über den ganzen Schnitt regellos verteilt, wenn auch in den ersten zwei Dritteln der Wurzel, von der Basis aus gerechnet, die Infektion meist stärker auftritt als im letzten Drittel. Dagegen fällt an älteren Auswüchsen von seiten des Pilzes eine Bevorzugung der beiden oder drei innersten, an das Phloëm angrenzenden Zellschichten auf, ohne daß aber auch

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

hier die Infektion örtlich streng begrenzt wäre. So findet sich hier z. B. der Pilz ab und zu auch in der primären Rinde und in den noch nicht zu Wurzelhaaren ausgewachsenen Epiblemzellen (Fig. 4). Die gleichen Gewebspartien bevorzugt der Pilz auch in der relativen Hauptwurzel, was auch leicht verständlich ist, da er ja gerade dort die besten Ernährungsbedingungen findet. Doch zeigt er sich auch hier gelegentlich wieder in der primären Rinde.

Neben diesen geschilderten Stadien beobachtet man nun weiter Zellen, deren Inhalt mannigfach degeneriert erscheint. Der Zellinhalt macht eine ganze Reihe von Veränderungen durch, bis schließlich Hyphen und Zellplasma verschwinden und nur ein toter Rückstand übrig bleibt, der in der Folge analog wie bei *Alnus* und *Elaeagnus*, wo sich im wesentlichen derselbe Vorgang abspielt, als »Exkretkörper« bezeichnet werden soll. Der Pilz wird also verdaut. Die Art und Weise, wie sich dieser Vorgang abspielt, ist, wenn auch in den einzelnen Fällen graduell verschieden, im großen und ganzen doch immer dieselbe. Er soll nun eingehender besprochen werden.

Während bisher die Zellbestandteile und die Hyphen deutlich und distinkt noch zu erkennen waren, beobachtet man nun, daß dieselben im Bilde an Deutlichkeit und Schärfe zunehmend verlieren. Im körnigen Zellinhalt zeigen sich da neben einigen kleinen Vakuolen dunkle, durch den Farbstoff mehr oder weniger hervortretende Striche, ohne Zweifel die Hyphen oder doch Reste der Hyphen (Taf. II, Fig. 4 *a*). Während dieselben dann immer mehr verschwinden, verliert auch die Grundmasse, in der sie eingebettet waren, ihre körnelige Struktur und wird unter wachsender Gelbfärbung homogen (Taf. II, Fig. 4 *b* bis *c*). Schließlich finden sich in den Zellen nur mehr dunkelgelb bis braunrot gefärbte, eigentümlich durchscheinende und mattglänzende Körper von hornartiger Konsistenz, die mit den bei *Alnus* und *Elaeagnus* beschriebenen »Exkretkörpern« vollständig übereinstimmen. Mit zunehmender Homogenisierung nimmt ihre Färbbarkeit mit Carbolfuchsin und Methylgrün-essigsäure zu, um aber dem Anschein nach schließlich wieder verloren zu gehen. Mit Anilin-Safranin färben sie sich schwach

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

orangerot. Bei Bernard[1] und W. Magnus[2] finden sich Angaben über ähnliche Rückstände in den Verdauungszellen von Orchideen.

Daß die früher erwähnten dunklen Striche Hyphen sein müssen, ergibt sich daraus, daß sie in etwas modifizierten Fällen außerordentlich deutlich als solche zu erkennen sind. Die Zelle erscheint hierbei erfüllt mit anfangs heller, später aber sich zunehmend gelbfärbender Exkretsubstanz, in welcher dicht gedrängt, wie Einschlüsse im Bernstein, Hyphen zu beobachten sind. Später verschwinden auch diese in der Regel immer mehr und mehr und schließlich meist vollständig. Nur ab und zu noch lassen sie sich in geringer Zahl auch in den alten, bereits gebräunten Exkretkörpern vorfinden (Taf. II, Fig. 5).

Ein ganz anderes Bild erhält man, wenn die bisher nur spärlich beobachtete Vakuolisierung des Exkretkörpers nun reichlich auftritt. Auch in diesem Falle findet sich anfangs eine körnelige, Hyphen bergende Masse; indem aber dann an deren Oberfläche zahlreiche Vakuolen auftreten, erscheint sie alsbald wie mit einem Netze übersponnen, dessen Maschen aus homogener Exkretsubstanz bestehen (Taf. I *a*). Die Vakuolen müssen wohl mit einer Flüssigkeit gefüllt sein, denn gelegentlich findet man in ihnen Gasblasen, die in lebhafter Bewegung begriffen sein können (Taf. I *c*, Taf. II, Fig. 9). Die Vakuoli-

---

[1] N. Bernard, Etudes sur la tubérisation. Rev. gén. de bot., Tom 14, 1902 und Recherches expérimentales sur les Orchidees. Rev. gén. de bot., Tom. 16, 1904. Der Autor gibt für *Cypripedium* an, daß nach Degeneration des Plasmas und des Hyphenknäuels eine degenerierte amorphe Masse den Kern umgibt. Mit seiner Zeichnung von *Cypripedium* stimmt auch die von *Neottia Nidus-avis* überein.

[2] W. Magnus, Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus avis*. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 35, 1900. In den »Verdauungszellen« der Wurzel degenerieren die Hyphen und kollabieren. Durch zahlreich auftretende wandständige Vakuolen werden sie gegen die Mitte zu zusammengedrängt und zu einem Klumpen umgebildet, der oft ebenfalls reich vakuolisiert sein kann. Er ist meist unscharf gegen außen abgegrenzt und ziemlich fein konzentrisch geschichtet, eigentümlich durchscheinend und gelbbraun. Er wird als »Schleimklumpen« bezeichnet. Er besteht sonach aus den übrig bleibenden Stoffen des Pilzes und den celluloseartigen Umwandlungsprodukten und Ausscheidungen des Zellplasmas.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

sierung schreitet nach innen fort, bis auch hier nur der Exkretkörper zurückbleibt, anfangs öfters zwar noch umgeben von Resten des Plasmakörpers; doch auch diese gehen endlich zugrunde. Treten zahlreiche kleinere Vakuolen auf, so erhält er ein schwammartiges Aussehen (Taf. I *b*) oder er bekommt, wenn die Vakuolen besonders groß werden, die Form von netzartigen oder gitterförmigen Körpern, wie sie für *Elaeagnus* so charakteristisch sind (Taf. I *c*, Taf. II, Fig. 6 bis 10, Taf. III, Fig. 1 und 2). Die Vakuolisierung kann soweit gehen, daß die gesamte Exkretsubstanz in gröbere oder feinere Flocken aufgelöst erscheint (Taf. III, Fig. 3). Daneben findet sie sich noch in Form von Kugeln, traubenförmigen Gebilden oder von wandständigen Tropfen (Taf. III, Fig. 4) und direkt als Wandbelag oder ganz unregelmäßig. Die Übereinstimmung mit *Elaeagnus* z. B. ist da so groß, daß man die Bilder nicht voneinander unterscheiden kann.

Der Zellkern bleibt hiebei sehr lange erhalten und liegt dann meist seitwärts vom Exkretkörper in einer Einbuchtung desselben im spärlich übrig gebliebenen Zellplasma. Mit der Zeit verliert aber auch er seine körnelige Struktur und wird hyalin (Taf. III, Fig. 5), um endlich samt dem Plasma zu verschwinden, worauf die Zellwände schrumpfen und kollabieren. Auf diese Weise sterben auch ganze Nebenwurzeln ab.

Nach der überraschenden Ähnlichkeit der geschilderten Verhältnisse mit denen von *Alnus* und *Elaeagnus* wird man wohl kaum fehlgehen, wenn man für *Sempervivum* dieselbe Symbiose annimmt, wie sie für jene bereits von Nobbe [1] und Hiltner experimentell nachgewiesen worden ist. Dieser Zustand muß sich für *Sempervivum* besonders günstig erwiesen haben, denn Altmann [2] fand ihn bei allen untersuchten Arten,

---

[1] Nobbe und Hiltner, Über das Stickstoffansammlungsvermögen der Erlen und Elaeagnaceen. Naturwiss. Zeitschr. für Land- und Forstwesen II, 1904. Ref. Bot. Zentralbl. 96, 1904.

[2] Altmann untersuchte: *Sempervivum alpinum* Grisb. und Sch., *angustifolium* Kern., *arachnoideum* L., *assimile* Schott, *Braunii* Funk., *Carpaticum* Wettst., *Funkii* Braun, *Gaudini* Wettst., *glaucum* Tenore, *globiferum* L., *hirtum* L., *leucanthum* Panc., *montanum* L., *patens* Grisb. et Sch., *soboliferum* Sims., *Tatari* Wettst., *tectorum* L., *ciliosum* Panc.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

so daß der Besitz von verpilzten Kurzwurzeln direkt als charakteristisch für diese Gattung anzusehen ist. Diese allgemeine Symbiose zwischen Pilz und *Sempervivum*-Pflanze läßt sich auch recht gut erklären. Als Xerophyt mit relativ beschränkter Transpiration und dementsprechend geringerer Aufnahme von Nährsalzen mag ihm das durch Verdauung des Pilzes gewonnene Material sehr zustatten kommen. Damit folgt auch *Sempervivum* der Annahme Stahls,[1] daß der mit der Gefäßpflanze in Symbiose lebende Pilz dieser einen Ersatz für die spärliche Transpiration bietet. Auf diese Art stellt die Kurzwurzel geradezu einen biologischen Typus unter den Wurzeln vor.

Außer dem beschriebenen feinfädigen Hyphenpilz findet man ab und zu, aber nicht in allen Wurzeln in den äußersten Schichten des Rindenparenchyms einen anderen, intrazellular lebenden, großzelligen Hyphomyceten (Taf. III, Fig. 6), der unter merkwürdigen Veränderungen schließlich ebenfalls verschwindet. Anfangs überall gleichmäßig, etwa 3 μ dick und langgliedrig, bildet er in der Folge neue Scheidewände und damit kürzere Glieder aus, die sich dann mehr oder weniger kugelig aufblähen (Taf. III, Fig. 7). Durch starkes Wachstum füllt er bald die sich ansehnlich vergrößernde Wirtszelle vollständig mit einem recht täuschenden Pseudoparenchym aus, das um so unauffälliger erscheint, als sich hiebei die anfangs erweiterten Pilzglieder meist isodiametrisch abplatten. Zellplasma und Zellkern sind um diese Zeit nicht mehr zu finden. Sie scheinen sehr bald zugrunde zu gehen. Der Inhalt dieses Pilzes zeigt anfangs eine unauffällige granulierte wabige Struktur, in der sich aber bald interessante Veränderungen bemerkbar machen. Es treten nämlich zarte, flockenartige Bildungen auf, die sich allmählich verdichten und immer bestimmtere Gestalt annehmen, bis sie schließlich zu unregelmäßig gelappten, mehr oder weniger bandartigen Körpern werden, welche sich in unbestimmter Anordnung an der Wand anlagern und durch quer das Pilzlumen durchsetzende Stränge zu einem spongiösen

[1] E. Stahl, Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot. XXXIV, 1900.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Gerüstwerk sich vereinigen können (Taf. III, Fig. 7). Mit zunehmender Verdichtung nimmt auch ihre Färbbarkeit mit Carbolfuchsin bis zum leuchtenden Rot des Endstadiums zu. Ist dieses erreicht, dann beobachtet man einen Zerfall der Bänder und ein vollständiges Verschwinden der Hyphen. Die Bänder lösen sich in einzelne Stücke auf, die wie mazeriert und korrodiert aussehen und durch weitgehende Vakuolisierung endlich zu Formen werden, wie sie Taf. III, Fig. 8 zeigt, welche dann wieder lebhaft an gewisse Formen erinnern, wie sie die Exkretsubstanzen annehmen. Die Bänder dürften wohl Reservestoffe sein, die sich der Pilz anhäuft, die aber später von der Wirtspflanze selbst wieder in Anspruch genommen werden. Das nicht konstante, sondern gelegentliche Auftreten des Pilzes charakterisiert ihn als Gelegenheitssymbionten, und sein Schicksal gibt wieder Zeugnis von der hohen verdauenden Kraft der Wurzelsäfte.

Altmann, für den eine Symbiose nicht sicher feststand, war ebenfalls geneigt, diesen Kurzwurzeln einen biologischen Charakter zuzuschreiben, allerdings in einem etwas abweichenden Sinne. Auf Grund von Untersuchungen mit verdünnten Farbstofflösungen, bei denen sich die Kurzwurzeln rascher färbten als die übrigen Wurzeln, hielt er dieselben für Organe, die für Wasseraufnahme besonders geeignet seien, da sie permanente Absorbtionsflächen vorstellen, welche auch noch an den sonst normalerweise von Wurzelhaaren entblößten älteren Wurzelteilen auftreten. Indem die Pflanze die absterbenden Kurzwurzeln fortwährend neu ersetzt, also immer von neuem funktionierende Wurzelhaarzonen ausbildet, wäre sie zur Ausnützung zeitweiser Feuchtigkeitsperioden besonders eingerichtet. Damit bringt auch er das Auftreten der Kurzwurzeln in Zusammenhang mit der xerophytischen Lebensweise der Pflanze.

Um nun in diese Frage näheren Einblick zu gewinnen, ob und inwieweit das Auftreten von Kurzwurzeln mit xerophytischem Charakter zusammentrifft, untersuchte er auch noch verwandte Formen von *Sempervivum* sowie Formen von ähnlichem biologischen Typus auf das Vorkommen oder Fehlen von Kurzwurzeln hin. Gedrungene Kurzwurzeln fand er bei

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

den streng xerophytischen Arten: *Sedum acre* L., *alpestre* Vill., *annuum* L., *atratum* L., und *dasyphyllum* L., eine mehr gestreckte, spindelige Gestalt derselben beobachtete er bei *Sedum album* L., *gypsicolum* Boiss. et Reut., *mayellense* Tenore, *pedicellatum* Boiss. et Reut. und *reflexum* L. Noch ausgeprägter fand sich diese Tendenz der Streckung bei *Sedum amplexicaule* DC., *caesium* Bor., *caespitosum* DC., *glaucum* Waldst. et Kit., *litoreum* Guss. und *rubens* L. Dagegen zeigte sich weder eine Spur von Kurzwurzeln, noch eine Andeutung büschelförmiger Verzweigung bei *Sedum alsinefolium* All., *Cepaea* L. und *villosum* L.

Wie *Sempervivum* verhielt sich weiter *Cotyledon Aizoon* Schoenld., nach dem zweiten Typus von *Sedum Crassula capitata* Salm-Dyck, *Cotyledon gibbiflora* Moc. und *mucronata* Baker; nach dem dritten Typus *Bryophyllum crenatum* Baker, während keine Kurzwurzeln zu beobachten waren bei *Tillaea aquatica* L., *mucosa* L. und *Vaillantii* Willd.

Interessant ist, daß *Sedum alsinefolium* All. und *Sedum Cepaea* L. mehr oder weniger ausgesprochene Schattenpflanzen und *Sedum villosum* L. und die drei *Tillaea*-Arten direkt Sumpfpflanzen vorstellen.

Dem Aussehen nach sehr an *Sempervivum* erinnernde Bildungen wurden auch von Gaucher[1] als regelmäßige Erscheinung an den Wurzeln sukkulenter Euphorbien beschrieben. Auch an manchen Cacteen (*Echinopsis* sp., *Opuntia* sp.) und an anderen Sukkulenten (*Rhipsalis Regnelli* Loefgr.) sind Bildungen zu finden, welche lebhaft an die Crassulaceen gemahnen.

Ob es sich aber auch bei den neben *Sempervivum* genannten Formen um einen Endophyten in den Kurzwurzeln handelt, sowie die Frage, ob die Kurzwurzeln überhaupt selbständige, durch Anpassung an die xerophytische Lebensweise entstandene Bildungen sind, die dann auch den Pilz beherbergen oder ob sie erst durch den Endophyten veranlaßt werden, bedarf wohl der experimentellen Untersuchung.

---

[1] Gaucher, La racine des Euphorbes cactiformes. Journal de Botan. XIII, 1899.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolo

Zum Schluß sei es mir noch gestattet, Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein für sein Interesse, das er dieser Arbeit entgegenbrachte sowie für die freundliche Überlassung des benötigten Materials meinen besten Dank zu sagen.

Erklärung der Abbildungen.

Textfig. 1 bis 4, Taf. I und Taf. II, Fig. 10 nach Altmann. Vergrößerung der beiden letzteren Figuren. Zeiß: Homog. Imm. Nr. 2 und Ok. 12.

Die übrigen Figuren original. Vergrößerung Reichert: Homog. Imm. $^1/_{12}$ Apert. 1·35 und Ok. 2.

Textfig. 1. Wurzelabschnitt von *S. ciliosum* Panc.

Textfig. 2. Schnitt durch die Wurzel von *S. globiferum* L. mit drei verschiedenalterigen Kurzwurzeln.

Textfig. 3. Ähnlicher Schnitt in tangentialer Richtung.

Textfig. 4. Ähnlicher Schnitt mit eingezeichneten infizierten Zellen.

Taf. I.

S. Tatari Wettst. Verschiedene Stadien der Verdauung. *a)* Beginnende Vakuolisierung, *b)* schwammiger, *c)* gitterförmiger Exkretkörper mit Gasblasen.

Taf. II.

Fig. 1 bis 3. *S. tectorum* L. Infizierte Zellen mit Hyphen. Fig. 1 jüngeres Stadium. Fig. 2 und 3 ältere Stadien.

Fig. 4. *S. tectorum* L. Verschiedene Stadien der Verdauung.

Fig. 5. *S. acuminatum* Schott, Exkretkörper mit eingeschlossenen Hyphen.

Fig. 6 bis 10. *S. tectorum* L., *acuminatum* Schott, Fig. 10 *S. Tatari* Wettst. Verschiedene Formen der Exkretkörper.

Taf. III.

Fig. 1 bis 4 = Fig. 6 bis 9 der Taf. II.

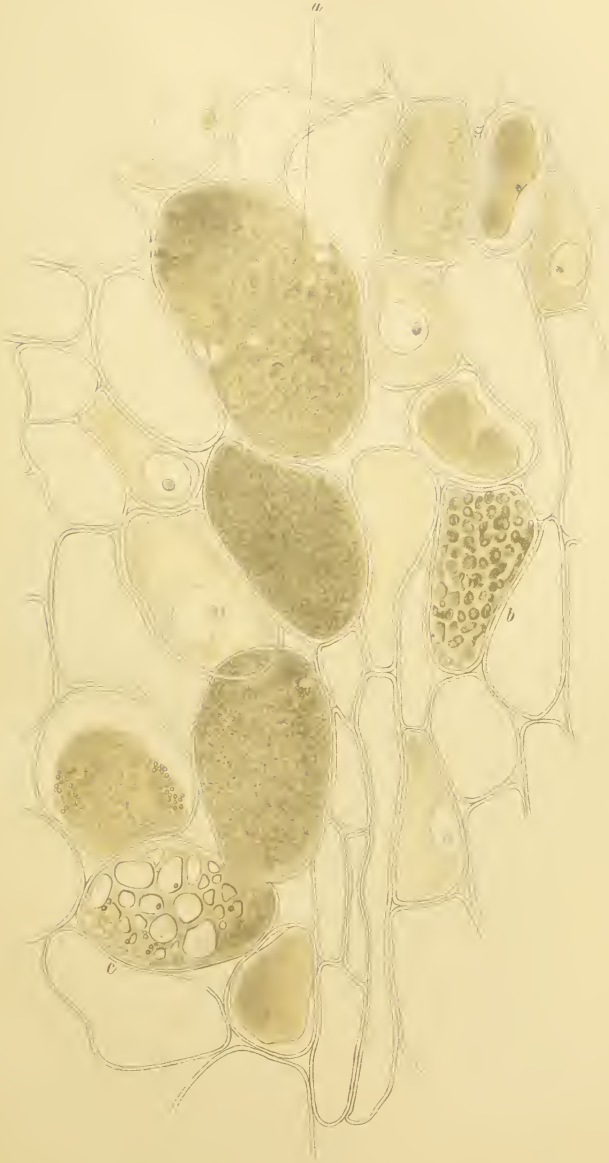
Fig. 5. *S. acuminatum* Schott, Exkretkörper mit übrig gebliebenem, hyalin degeneriertem Kerne.

Fig. 6. *S. tectorum* L. Zelle mit weitlumigen Hyphen in annähernd ursprünglichem Zustand. Beginn der Ausweitung der Hyphen.

Fig. 7. Derselbe Schnitt. Hyphen kurzgliederig, aufgebläht mit bandähnlichem Inhaltskörper.

Fig. 8. Derselbe Schnitt. Exkretstoffe nach diesen Hyphen.

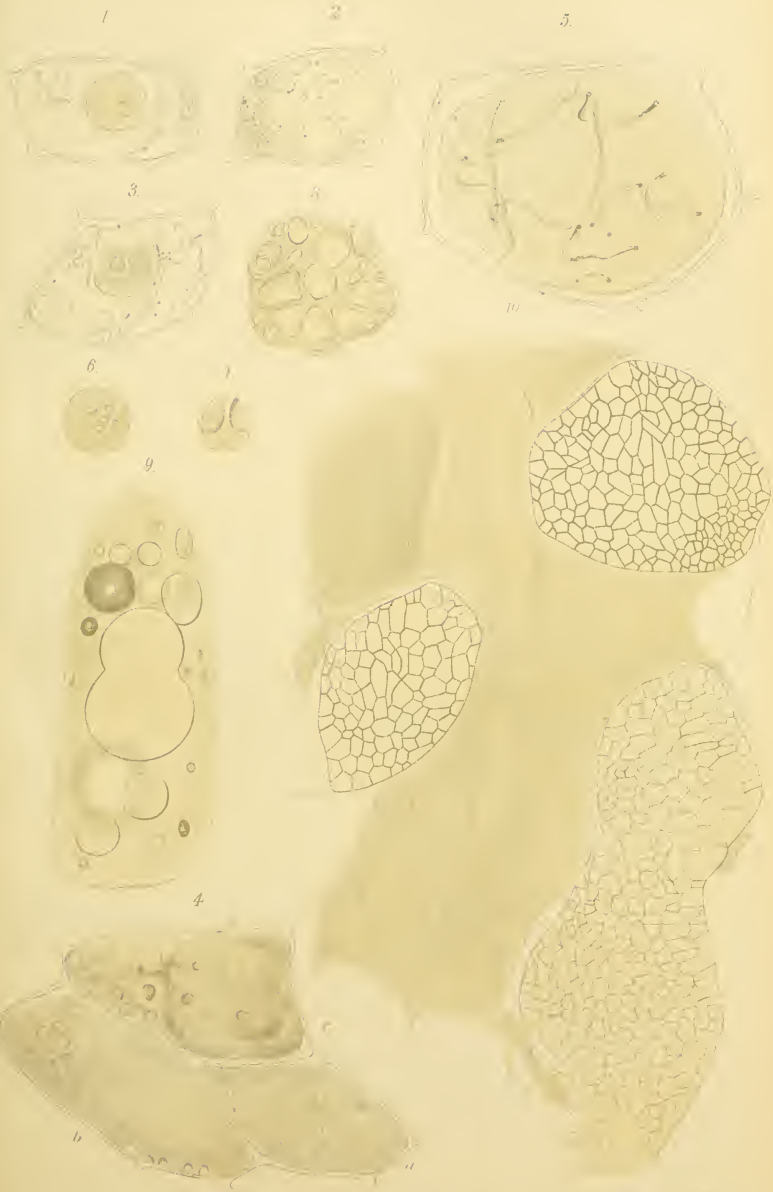
from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolo



Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

ad from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologie

ad from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologie



Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

oad from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologieze

Zach. E. Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.